CARACTERIZACION DE LOS PATRONES DE CONDUCTA AGRESIVA TERRITORIAL DEL LAGARTO DE LA SABANA DE BOGOTA *PHENACOSAURUS HETERODERMUS* (SAURIA: IGUANIDAE)

JULIANA GUZMÁN LOMBO
Apartado 522 , Bucaramanga, Colombia

Resumen
La conducta agonística territorial en machos de la especie *Phenacosaurus heterodermus* presenta amplia variabilidad intraindividual e interindividual en los patrones de comportamiento observados. Por medio de una metodología de observación, se lograron caracterizar patrones de conducta individuales y secuenciales y acciones más complejas de exhibiciones simultáneas. El cabeceo se tomó como el patrón básico de dicho comportamiento, siendo cuantitativamente el más importante. Se comparó la caracterización de los patrones de conducta agresiva con aquellos presentes en el cortejo, observándose gran similitud con éstos.

Abstract
The territorial aggressive behavior in males of the species *Phenacosaurus heterodermus* presents a wide range of variation within the individual and among individuals in the patterns of behavior observed. By means of methods of observation it was possible to characterize behavioral patterns of individual and sequence displays, and more complex actions of simultaneous exhibitions. The head bob was taken as the basic pattern for this behavior, being quantitatively the most important. These aggressive patterns were compared with those present in courtship, of the same species, observing great similarities between them.

Introducción

Phenacosaurus heterodermus es un lagarto perteneciente a la familia Iguanidae, Orden Squamata, Clase Reptilia. El macho no se diferencia fácilmente de la hembra a simple vista; posee una cola relativamente más larga, la cabeza es más ancha y la gula llega un poco más hacia atrás, la raíz de la cola es más gruesa y presenta dos escamas post-anales grandes que no están presentes en la hembra (Kastle, 1965). Esta especie habita las Cordilleras Central y Oriental de Colombia en Cundinamarca, Antioquia y Caldas, siendo su habitat el bosque andino bajo. Existen algunas anotaciones sobre hábitat y comportamiento general de la especies hechas por Osorno-Mesa y Osorno-Mesa (1946). El comportamiento de la especie *P. heterodermus* ha sido poco estudiado. Kastle(1965) hizo un estudio etológico de la especie basándose en datos obtenidos de un macho y cinco hembras. Jenssen (1975) hizo un estudio cualitativo y cuantitativo de exhibiciones de reconocimiento, agresión y cortejo en un solo macho de *P. heterodermus* frente a un estímulo visual de individuos de la misma especie, de igual o diferente sexo. Jenssen (1975, 1978) determinó el patrón básico de exhibición en el comportamiento de *P. heterodermus*, interpretando la diversidad y grado de estereotipia de este patrón. Reyes (1984) hizo un estudio de los patrones de conducta en el cortejo en esta especie. Relaciones entre individuos, como la jerarquía social (Manning, 1977) y territorialidad, intervienen en gran manera en el comportamiento agonístico intraespecífico, lo mismo que en el cortejo (Crews, 1975). La densidad de población también afecta dicho comportamiento, sobre todo en especies muy territoriales, donde la lucha por la consecución de un territorio y la defensa de éste se vuelve más frecuente (Manning, 1977). En algunas ocasiones se presenta comportamiento conflictivo entre el macho y la hembra al iniciarse el cortejo (Manning, 1977). Se ha demostrado que los patrones conductuales en iguánidos son específicos y que pueden ser comparados unos entre otros, pero nunca llegarán a ser iguales (Carpenter, 1961, 1962, 1963; Clarke, 1963; Lynn, 1965).

Materiales y Métodos

Para determinar las diferentes pautas de comportamiento agonístico se enfrentaron machos sexualmente maduros alternativamente en sus propios territorios y en uno neutral. También se evaluó la respuesta agresiva de un individuo ante el estímulo del reflejo de su propia imagen en un solo espejo; todo el modelo experimental fue diseñado a partir de observaciones preliminares durante diferentes períodos de tiempo.

COLECCIÓN DE ANIMALES: Se colectaron 6 individuos machos sexualmente maduros y de tamaño semejante para la caracterización del comportamiento agonístico. El criterio de madurez está determinado por Miyata (1983).

La colección de los animales se llevó a cabo en una extensión aproximada de 0.5 km cuadrados, en la vía Cajicá-Tabio, Cundinamarca (Colombia), a 2645 m de altitud. Los especímenes fueron encontrados sobre ramas, especialmente de melastomatáceas y matas de mora. Las colecciones, tanto para las observaciones preliminares como para las definitivas, fueron hechas en diferentes épocas del año.

CONDICIONES AMBIENTALES DURANTE LA EXPERIMENTACIÓN: Después de la captura, los ejemplares fueron colocados individualmente en cajas de vidrio de 40 x 25 x 20. Todos se mantuvieron en las mismas condiciones: temperatura ambiente 15-18°C aproximadamente, humedad relativa 70-80% y condiciones de fotoperíodo día-noche naturales. Fueron alimentados periódicamente con larvas de tenebrios (Tenebridae, *Tenebrio molitor*) y agua. Se sometieron a un período de adaptación de 15 días a dichas condiciones antes de hacer cualquier observación.

MÉTODO DE OBSERVACIÓN: Se observaron por períodos de una hora las exhibicones agonísticas de machos que se enfrentaban experimentalmente. Las pruebas se realizaron siempre a la misma hora durante el día. En cada prueba estaban presentes dos observadores, cada uno registrando el comportamiento de los individuos. Se cronometró el tiempo desde el comienzo hasta el final de la observación y se grabó la secuencia de patrones de conducta observados, anotando luego, el momento en que ocurrieron, el tiempo que duraban y el número de veces que se presentaban. Si ninguno de los individuos respondía en los primeros quince minutos de la observación, la prueba se anulaba.

PLAN EXPERIMENTAL: Las pautas de comportamiento agonístico territorial fueron observadas de acuerdo a un planteamiento experimental donde alternativamente en una misma pareja, el macho disputaba como residente su propio terreno (su caja experimental) por períodos de una hora, enfrentándose luego como invasor en el terreno del otro macho. Se hicieron observaciones con réplica de cada una. También se realizó una prueba colocando cada una de las parejas en una caja de observación donde ninguno había estado antes - territorio neutral. La respuesta de agresión ante su propia imagen fue evaluada mediante la colocación de un espejo en el territorio de cada individuo.

Se logró hacer una descripción cualitativa de los patrones de conducta exhibidos a partir de los resultados de las observaciones y se evaluaron los promedios aritméticos y varianza de la conducta de cabeceos como la manifestación cuantitatívamente más importante del comportamiento agresivo.

Resultados

Las exhibiciones del comportamiento agonístico y de cortejo en iguánidos son bastante complejas y filogenéticamente manifiestan patrones de conducta similares, siendo completamente ritualizados los más evolucionados.

Se pueden describir como características del comportamiento agresivo en *P. heterodermus* las siguientes exhibiciones :

CABECEO INDIVIDUAL: Se manifiesta como un movimiento vertical de la cabeza en sentido perpendicular al eje longitudinal del cuerpo (Fig. 1). La amplitud del cabeceo se refiere al grado de desplazamiento del movimiento de la cabeza.

SECUENCIA DE CABECEOS: Este patrón consiste en un solo grupo de cabeceos, cuya amplitud, duración y número son variables. En agresión los cabeceos pueden ser rápidos y de poca amplitud, o menos rápidos y de mayor amplitud. Cada grupo de cabeceos tiene una duración de menos de 0.5 seg. hasta 15 seg., dependiendo del número de cabeceos y su rapidez. Cuando cabecean pocas veces (1-5 veces por exhibición), éstos son de poca amplitud y rápidos. En general la amplitud de estos movimientos es inversamente proporcional a su frecuencia; así, cuando se presentan sucesivamente 7 o más cabeceos (hasta 17 grupo), los primeros son amplios y lentos y los últimos de poca amplitud y mayor frecuencia.

SECUENCIA DE CABECEOS CON EXTENSIÓN DEL SACO GULAR: Similar a la secuencia de cabeceos pero, además, el ejemplar extiende el saco gular durante la exhibición.

SECUENCIA DE GRUPOS DE CABECEO: Este tipo de exhibición comprende grupos de 2 a 5 cabeceos consecutivos que se repiten en serie varias veces. Estos grupos de cabeceos se realizan con relativa rapidez sin ser un movimiento vibratorio. Dentro de la secuencia no hay variación en el número de cabeceos por grupo, pero en un mismo individuo este número puede variar de una exhibición a otra.

SECUENCIA DE GRUPOS DE CABECEOS CON EXTENSIÓN GULAR: Este patrón es igual al descrito anteriormente pero el ejemplar extiende la región gular.

SECUENCIA DE GRUPOS DE CABECEO CON APROXIMACIÓN O AVANCE: Es la misma exhibición descrita en la secuencia de grupos de cabeceo pero el ejemplar avanza después de cada grupo. En esta exhibición el ejemplar que la efectúa se acerca o aleja del otro. En ocasiones esta exhibición es realizada simultáneamente por los dos ejemplares que avanzan paralelamente o no, el uno con respecto al otro.

BALANCEOS: La exageración en la amplitud de la exhibición de cabeceos involucra el movimiento de todo el cuerpo. El lagarto levanta todo el cuerpo sobre las extremidades, lo comprime produciendo una expansión sagital, levanta la cabeza y extiende la gula totalmente, llevando a cabo un movimiento de flexión del cuerpo (Fig. 1). Algunas veces puede presentarse simultáneamente apertura de la boca como intento de ataque o de amenaza. Los balanceos ocurren con menor frecuencia que los cabeceos y no son tan rápidos; además se presentan en número variable (1 a 9 veces).

EXTENSIÓN DEL SACO GULAR: El lagarto despliega o extiende el cartílago hioideo, exhibiendo la gula parcial o totalmente (Fig. 1). Este patrón de conducta generalmente va acompañado de exhibiciones de cabeceo o de balanceo, aunque puede presentarse solo; algunas veces comienza antes de una exhibición de cabeceo y termina antes o después de concluída. La extensión del saco gular es de diferente amplitud, siendo máxima durante los balanceos. La duración de ésta varía según los diferentes individuos y situaciones, y puede ser de medio segundo hasta casi dos minutos. Algunas veces el lagarto solamente infla un poco la región gular, sin extender el saco gular dando una apariencia de mayor volumen a la cabeza.

EXPOSICIÓN DE FLANCO: El lagarto se coloca de lado frente al otro ejemplar exhibiendo la totalidad del cuerpo. Algunas veces avanza de esta forma exponiendo siempre el flanco y con la cabeza levantada.

MORDIDA: Observada en algunos individuos al atacar; ésta puede ser en la boca, en el dorso o en la cola del individuo atacado. Puede ocurrir de frente o lateralmente, por movimiento de la cabeza hacia los lados en el eje horizontal.

APERTURA DE BOCA: Se presenta en algunos individuos al atacar o durante los balanceos, algunas veces el individuo abre la boca como manifestación de amenaza sin llegar a morder.

PROYECCIÓN DE LA LENGUA: Ocurre cuando un lagarto lame el suelo, las paredes de la caja experimental o, en su ambiente natural la rama sobre la cual se posa. Gravelle y Simon (1980), sugieren que en algunos casos, en géneros de iguánidos esta exhibición juega algún papel en la defensa del territorio.

POSICIÓN ERECTA: El lagarto mantiene la cabeza muy levantada junto con el cuerpo durante un tiempo determinado. Las extremidades delanteras se encuentran extendidas completamente y en posición vertical respecto al sustrato.

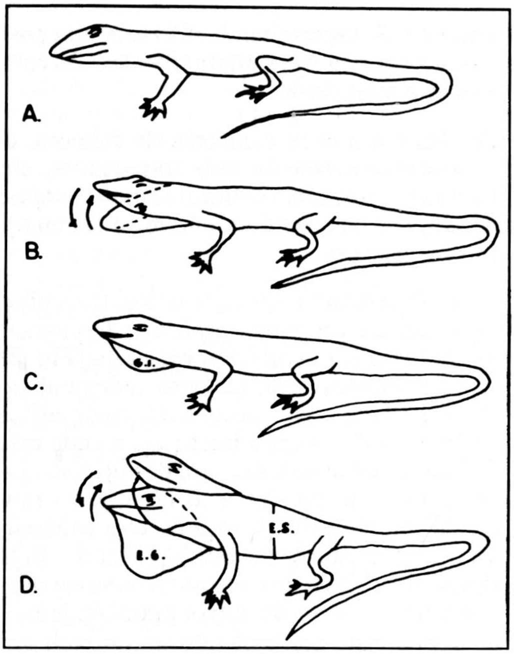

Figura 1. Representación esquemática de algunos patrones fijos de conducta agonística en machos (*P. heterodermus*), A: en reposo; B: Cabeceo corto; C: Guia inflamada (G.I.); D: balanceo con estensión de guia (E.G.) y expansión sagital (E.S.) al comprimir el cuerpo.

Levantamiento y bajada de la cabeza: Algunos individuos presentan un levantamiento de la cabeza después del cual, habiendo efectuado una pequeña pausa, la bajan nuevamente. Es semejante al cabeceo pero mucho más lento.

Observación: Se realiza generalmente cuando hay una pausa en un encuentro o al comenzar éste y consiste en un cambio en el foco visual.

Levantamiento de la cabeza: El ejemplar levanta la cabeza manteniéndola en esta posición durante un largo período de tiempo demostrando su dominio.

Macho sobre el otro: Se presenta en casos de ataque, colocándose el macho agresor encima del macho agredido aprisionándolo total o parcialmente contra el suelo.

Cambio de color: Los lagartos tienden a cambiar de color, volviéndose más verdes al atacar o al dominar territorialmente. Por el contrario, al ser atacados, al huír u optar posición de sumisión, éstos se tornan más oscuros, casi negros.

Ojos cerrados: Coincide con el período refractario, en el cual el ejemplar cierra uno o los dos ojos durante determinado período de tiempo.

Aproximación: Es el movimeinto de un lagarto con respecto al otro, sin cabeceos.

Aplanamiento: Todo el cuerpo y la cabeza son colocados sobre el sustrato. Actitud de sumisión o también mimética. Frecuentemente en el medio natural los ejemplares adoptan esta posición en la rama sobre la cual se encuentran como recurso para pasar inadvertidos.

Los patrones de conducta descritos corresponden a una caracterización individual de exhibiciones que cualitativa y cuantitativamente son diferenciables. Acciones más complejas de finalidad biológica específica implican exhibiciones simultáneas o alternativamente coordinadas de pautas motoras individuales. Así podemos distinguir:

Agresión y ataque: En este tipo de comportamiento los individuos cabecean rápidamente y cada exhibición no pasa de 5-6 cabeceos, siendo éstos poco amplios y rápidos. Hay un acercamiento del individuo agresor hacia el otro después de cada exhibición de cabeceos. Algunas veces se presentan balanceos, seguidos de ataques con apertura de boca y mordida. Los ataques también pueden conducir al agresor a colocarse encima del individuo atacado permaneciendo así varios segundos o minutos. Generalmente el lagarto agresor se torna más verde o de un color más claro.

Huída: Ocurre cuando un lagarto detecta la presencia de otro y se aleja evitando el encuentro o, cuando un individuo es perseguido, atacado o mordido por otro. Algunas veces basta con un leve movimiento del individuo agresor dentro del territorio para que el otro salga huyendo, se aleje, tratando de ocultarse para no ser visto.

Apaciguamiento: El individuo cabecea gran número de veces en una sola exhibición,

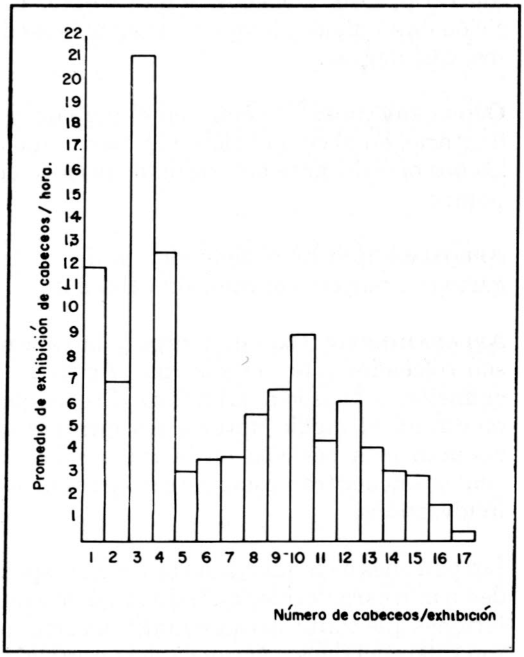

Figura 2. Frecuencia de exhibición de cabeceos (x / hora) en secuencia o por grupo observados en *P. heterodermus* . Residentes, Invasores y/o en terreno neutral. Dos réplicas por macho.

presentando o no extensión de gula; o simplemente infla la gula. Algunas veces el individuo solo se limita a permanecer en posición erguida o con la cabeza levantada, manteniendo una distancia considerable con el otro individuo.

Sumisión: El lagarto huye o busca un lugar donde no pueda ser visto por el atacante. Coloca todo el cuerpo sobre el suelo (aplanamiento) y no cabecea. El color de éste se vuelve más oscuro, casi negro.

Pausa o fatiga: Generalmente se presenta por intervalos, después de repetidas exhibiciones, siendo este período cada vez más largo en duración a medida que pasa el tiempo en el encuentro de los individuos. Etológicamente corresponde al período refractario,el cual es siempre precedido por despliegues conductuales.

Posesión territorial: Puede decirse que ocurre cuando un lagarto domina al otro, ocupando el territorio en disputa (por ejemplo, subiéndose a la rama presente dentro del territorio). El lagarto toma entonces una posición erecta y cabecea algunas veces. Su color se torna más verde.

Se observó que la conducta de cabeceo, es cuantitativamente la más importante, sirviendo tal vez, como estímulo signo desencadenante de una conducta de reconocimiento intraespecífico.

En el comportamiento agonístico, la conducta de cabeceo presenta amplitud y frecuencia de cabeceos por exhibición variables (Fig. 2). Así, se registran exhibiciones independientes por grupo o por secuencia, compuestas desde un solo cabeceo hasta 17, siendo este último el que menor número de veces se presenta durante una hora (0.4/hora), en contraste con las exhibiciones de tres cabeceos que en promedio registran 21.1 /hora. Este tipo de exhibición de tres cabeceos se correlaciona con los casos de mayor agresión individual, al atacar o al perseguir un individuo al otro. En casos de apaciguamiento y/o dominio de territorio, los machos cabecean 9-10 veces en cada exhibición, presentando en la última condición un promedio total de 8.9 exhibiciones/hora.

Cada grupo de cabeceo o exhibición tiene una duración menor de 0.5 seg. hasta 15 seg., dependiendo del número de cabeceos y su frecuencia. Todavía no está bién definido cuál o cuáles son los estímulos que desencadenan la serie de exhibiciones en estos lagartos. Posiblemente se trata de un estímulo visual ya que al colocar un lagarto frente a un espejo, éste presenta exhibiciones de cabeceos al ver reflejada su imagen. En general los lagartos detectan con facilidad el movimiento, sin embargo, al probar mover un dedo simulando cabeceos frente a uno de ellos, éste no responde. Esto sugiere que el patrón de conducta definido como cabeceo, no es, probablemente el estímulo desencadenante o que por lo menos requiere de otras señales complementarias.

Discusión

Jenssen (1975) presenta resultados de observaciones en *Phenacosaurus heterodermus.* Utiliza un solo macho, frente a otro, y obtiene dos tipos de despliegues (de cabeceos) denominados A y B. El despliegue A correspondería con las exhibiciones de secuencia de cabeceos y grupo de cabeceos descritas en este trabajo caracterizadas por un bajo número de cabeceos /exhibición (de 1 a 5), siendo rápidos y de corta amplitud. El tipo B de Jenssen, sería equiparable a las exhibiciones de secuencia de cabeceos donde el número de cabeceos va de 6 a 17 (Fig. 2), y cuya secuencia varía en el tiempo. Tanto los despliegues A y B, descritos por Jenssen, como sus análogos descritos en este trabajo (exhibición de cabeceos), constituirían algunos de los componentes del despliegue de acercamiento (ANI) reportados por Kastle (1965) en esta especie. La extensión de la gula acompaña muchas veces la exhibición de cabeceos y balanceos aunque no esté relacionada directamente con aquellos (Kastle, 1965; Jenssen, 1975). Sin embargo, de acuerdo con las observaciones hechas en el presente trabajo es posible encontrar que una secuencia de cabeceos que supere el número de 9/exhibición, se relaciona con la extensión gular. La extensión o retracción de ésta puede ocurrir simultáneamente o incluso finalizar tiempo después de terminar la exhibición de cabeceos. A veces la gula no es extendida sino ligeramente inflada como ocurre en otras especies del género *Anolis* (Crews, 1977).

Se observaron un mayor número de ejemplares con respecto a trabajos previos. De tal forma se observaron patrones conductuales no reportados anteriormente tales como la apertura de boca o mordida dentro de la caracterización de la conducta agonística.

De acuerdo con estudios hechos en comportamiento de cortejo de *P. heterodermus* (Reyes, 1984), se deduce que las pautas de conducta, actos fijos o exhibiciones de agresión entre machos son homólogos a las exhibiciones que conforman la conducta de cortejo, lo cual confirma nuevamente el hecho de que el comportamiento agonístico antecede al cortejo (Lorenz, 1963). Por comparación con los resultados obtenidos por Reyes (1984), es posible discernir los patrones de conducta comunes a la agresión y al cortejo, o aquellos propios a la conducta agonística. En ambos el patrón básico es el cabeceo.

Los patrones conductuales tales como el cabeceo individual, secuencia de grupos de cabeceo con o sin extensión gular, secuencia de grupos de cabeceo con aproximación o avance, secuencia de cabeceos con o sin extensión gular, balanceos, extensión del saco gular, aproximación, exposición de flanco, mordida, apertura de boca, aplanamiento, proyección de la lengua, levantamiento y bajada de la cabeza, observación, pausa o fatiga son componentes tanto de la agresión como del cortejo, dependiendo su significado de la secuencia de las exhibiciones o de su contexto.

Se presentan casos de mordida o de colocación de un individuo sobre otro en el comportamiento agresivo territorial, que también puede presentarse en el cortejo, pero con diferente significado; es decir, la mordida y la colocación de un individuo sobre el otro ocurre como demostración de agresión y dominio de un macho en cualquier momento durante el comportamiento agresivo territorial, mientras que en el cortejo, el sentido no es de agresión sino con el objeto de llevar a cabo la cópula dentro de una determinada secuencia de exhibiciones (Reyes, 1984). En cambio, el levantamiento de cabeza prolongado, el cambio de color en el macho agredido o dominado, tornándose más oscuro, mientras que el macho dominante se torna más verde, son patrones exclusivos de la agresión entre machos.

Agradecimientos

La Universidad Nacional de Colombia, Departamento de Biología (Bogotá. D.E.) suministró las facilidades locativas para la realización de este estudio. Expreso mis agradecimientos al Profesor Jaime Ramírez P., Biol., M Sc., de la Universidad Nacional por la gran colaboración en la elaboración del proyecto de este trabajo y en la revisión del presente trabajo escrito. También agradezco la colaboración prestada por el Biólogo Ricardo Reyes durante la ejecución del estudio.

Literatura Citada

Carpenter, C.C. 1961. Patterns of Social Behavior in the Dessert Iguana *Dipsosaurus dorsalis.* Copeia: 396-405.

____ 1962 A Comparison on the Patterns of Display of *Urosaurus, Uta,* and *Streptosaurus.* Herpetologica 18: 145-152.

____ 1963. Patterns of behavior in three forms of the fringe-toad lizards (*Uma*- Iguanidae). Copeia: 406-412.

Clarke, R.F. 1963. An ethological study of the iguanid

lizard genera *Callisaurus, Cophosaurus*, and *Holbrookia.* Thesis for the Ph. D. , University of Oklahoma.

Crews, D. 1975. Inter-and Intraindividual variation in display patterns in the lizard, *Anolis carolinensis.* Herpetologica 31: 37-47.

____.1977. The annotated anole: Studies on the control of lizard reproduction. American Scientist 65 (4): 428-434.

Gravelle, K. & C. A. Simón. 1980. Field observations on the use of the tongue-Jacobson's organ system in two iguanid lizards, *Sceleporus jarrovi* and *Anolis trinitalis* . Copeia (2): 356-359.

Jenssen T. A. 1975. Display repertoire of a male *Phenacosaurus heterodermus* (Sauria: Iguanidae). Herpetologica 31: 48-55.

____.1978. Display diversity in anoline lizards and problems of interpretation. In N. Greenberg and P.D. MacLean (eds). Behavior and Neurology of Lizards. Rockville: NIMH pp. 269-285.

Kastle, W. 1965. Zur ethologie des Anden-Anolis (*Phenacosaurus*). Z. Tierphsychol. 22 (7): 751-769.

Lorenz, K. 1963. On aggression. Bantam Books, Inc. New York.

Lynn R. T. 1965. A comparative study of display behavior in *Prynosoma (iguanidae)* Southwestern Naturalist 1C: 25-30.

Manning, A. 1977. Introducción a la conducta animal. Alianza Editorial, Madrid. 363 pp.

Miyata, K. 1983. Notes on *P. heterodermus* in the sabana de Bogotá, Colombia. Jour. of Herp. Vol. 17 (1): 102-105.

Osorno-Mesa, H. & E. Osorno-Mesa. 1946. Anotaciones sobre lagartos del género *Phenacosaurus.* Caldasia 4 (17): 123-130.

Reyes, R. 1984. Control gonadal del comportamiento de cortejo en *Phenacosaurus heterodermus.* Tesis de Pregrado Biología. Inédito. Universidad Nacional, Bogotá.